



TITLE:

# 個体群時系列に対するスチューデント $t$ 統計量 (第7回生物数学の理論とその応用)

AUTHOR(S):

丹羽, 洋智

---

CITATION:

丹羽, 洋智. 個体群時系列に対するスチューデント  $t$  統計量 (第7回生物数学の理論とその応用). 数理解析研究所講究録 2011, 1751: 165-173

ISSUE DATE:

2011-07

URL:

<http://hdl.handle.net/2433/171121>

RIGHT:

## 個体群時系列に対するスチューデント $t$ 統計量

### Student's $t$ -statistics for population time-series

丹羽 洋智

水産総合研究センター 中央水産研究所

H.-S. Niwa

National Research Institute of Fisheries Science, Yokohama 236-8648, Japan

Hiro.S.Niwa@fra.affrc.go.jp

The nature of the negative feedback relationship between population growth rate and density is at the heart of population ecology. Although a priori density dependence can be expected in real populations, when plotting data on the form of the density-dependent relationship, ecologists have been confounded by considerable noise around each relationship. We anticipate, however, that the density-dependent relationships are statistically visible on long runs of observation: the negative relationship between mean growth rate and mean abundance, conditioned on a current population size that is larger (or smaller) than the equilibrium size, will be seen in the time-series data. If the conditional expectation is in the range of uncertainty in locating the population equilibrium, it is difficult to judge whether the system is heading toward the equilibrium point in the population time-series. I here estimate the probability that the negative relationship is visible in the mean behavior of population dynamics. In order to calculate the probability, the original time-series are analyzed at different resolutions by constructing a coarse-grained time-series. The Student's  $t$ -statistic is built to quantify the ability to infer density dependence from a given (long) observation series

個体群密度に対しその変化率をプロットしたとき、ダイアグラムは暴れが甚だしくその（アプリオリな）関係式を確認することは困難である。しかし、ランダム環境中でポピュレーションダイナミクスが密度依存的であるとき、個体群サイズの変化は確率的に平衡点へ向かう。そして、個体群サイズが平衡値より大きい（あるいは小さい）とき、成長率が平均として負（あるいは正）となり、個体群は統計的に制御される。実際には、時系列データから密度依存制御を「見る」ことは簡単ではない。本稿では、個体群変動の相関時間を使って時系列を粗視化することによってスチューデントの  $t$  統計量を構成し、データから密度依存性が「目に見える」確率を評価する。

最初に、時系列データから、産卵親魚量と個体群への加入量との関係を解析し、加入時系列の特徴をモデル化する。また、漁獲による死亡率の年々の変動に対する個体群の応答をモデル化する。こうして加入過程および漁獲変動をポピュレーションダイナミクス・モデルに導入し、確率差分方程式を構成する。つぎにモデルの数理解析から、時系列のゆらぎに特徴的な要約尺度（ゆらぎの相関時間や密度効果の強さなどの統計量）を定式化する。このとき数理解析を通して、ポピュレーションダイナミクスの規則性が不明瞭である理由を明らかにし、個体群密度とその変化率との間に期待される負の相関は時系列の粗視化によって、また個体群の平均的な振る舞いの中に見ることができることを示す。

なお、解析には国際海洋探査委員会 (ICES, 2008) によるデータセットを用いた。個体群時系列は北大西洋漁業資源の年毎の産卵親魚資源量（トン数）、漁獲量（トン数）および加入量（個体数）の3つの数値の組を与え、Cod (*Gadus morhua*)、Haddock (*Melanogrammus aeglefinus*)、Herring (*Clupea harengus*)、Mackerel (*Scomber scombrus*)、Plaice (*Pleuronectes platessa*)、Saithe (*Pollachius virens*)、Sardine (*Sardina pilchardus*)、Sole (*Solea solea*)、Sprat (*Sprattus sprattus*)、および Blue whiting (*Micromesistius poutassou*) の10魚種、38漁業資源よりなる（時系列長さは23–60年）。このデータセットは Sparholt et al. (2007) が解析した資源と同じものである。なお時系列データは (<http://www.ices.dk/advice/icesadvice.asp>) に公開されている。

## 1 ポピュレーションダイナミクス・モデル

### 1.1 加入過程

魚類個体群への加入尾数  $\Xi$  と産卵親魚量  $S$  との関係（再生産関係）は次式で与えられる。

$$\Xi(t+a) = e^{-M(S(t), z(t))} S(t) \quad (1)$$

加入量  $\Xi(t+a)$  は、 $t$  年に  $S(t)$  トンいた親魚の産卵に由来し、 $a$  年の稚仔魚期を経て、 $t+a$  年に親魚として資源に加入する個体数である。 $M$  は稚仔魚期死亡率で、親魚量および環境に影響を受ける。ここで  $z$  は環境ゆらぎを反映する確率変数である。稚仔魚期死亡率をシステムの平衡点の周りで 1 次近似して次式を得る。

$$\ln(\Xi(t+a)/\Xi_*) = \left(1 - \left[\frac{\partial M}{\partial \ln S}\right]_*\right) \ln(S(t)/S_*) - \left[\frac{\partial M}{\partial z}\right]_* (z - z_*) \quad (2)$$

ここで  $\ln \Xi_* = -M_* + \ln S_*$  を利用した ( $*$  は平衡点における値を表す)。こうして、平衡点に相対的な偏差  $n(t) = \ln(S(t)/S_*)$  および  $\xi(t) = \ln(\Xi(t)/\Xi_*)$  を用い、式 (1) の再生産関係は次式に近似される。

$$\xi(t+a) = (1-\omega)n(t) + \varepsilon_a(t) \quad (3)$$

ここで  $\omega = [\partial M / \partial \ln S]_*$  は稚仔魚期生残率の親魚密度依存性の強さを、また親魚量に依存する加入量の期待値  $(1-\omega)n$  からの残差 (あるいは誤差項) を  $\varepsilon_a = -[\partial M / \partial z]_*(z - z_*)$  は表す。観測期間  $L$  年の親魚量-加入量時系列データから、密度依存性の強さの尺度  $\omega$  の最小二乗推定値は次式のように計算される。

$$\omega = 1 - \frac{\sum_{t=1}^{L-a} \xi(t+a)n(t)}{\sum_{t=1}^{L-a} n^2(t)} \quad (4)$$

これを用い残差の平均二乗偏差 RMS (root mean square) を計算し、対数加入量  $\xi$  の RMS  $\sigma_\xi$  と比較した結果を図 1a に示した。これは  $\text{RMS}[\varepsilon_a]$  が  $\sigma_\xi$  に等しく、加入量が平衡点  $\Xi_*$  の周りに資源量  $S$  と統計的に独立に、環境要因に従って変動することを意味する。これは式 (3) の各変数を規格化した次式によって理解できる。

$$\frac{\xi(t+a)}{\sigma_\xi} = (1-\omega) \frac{\sigma_n}{\sigma_\xi} \frac{n(t)}{\sigma_n} + (1-\omega) \frac{\sigma_n}{\sigma_\xi} \sqrt{\frac{L_\xi}{\pi}} \frac{\varepsilon_a(t)}{\text{RMS}[\varepsilon_a]} \quad (5)$$

ここで、 $\sigma_n$  は対数親魚量  $n$  のゆらぎの大きさ (標準偏差)、 $L_\xi = \left([ (1-\omega)\sigma_n/\sigma_\xi ]^{-2} - 1\right) \pi$  はシグナルに対してノイズの大きさを測る尺度を表す。 $|n| > \sigma_n \sqrt{L_\xi/\pi}$  となる標本の数 は解析した ICES データの 6.9% のみで、大部分の親魚-加入量データでノイズがシグナルを圧倒している (図 1b と c)。実際、加入量は親魚の産んだ卵数には依存せず、同年出生集団 (コホート) 内での密度効果により、親魚量とは独立に変動していることが報告されている (Shepherd and Cushing, 1990; Myers and Cadigan, 1993; Walters and Parma, 1996; Dixon et al., 1999)。また、 $\Xi(t)$  は加入時の資源量  $S(t)$  に影響を受けず、稚仔魚は成魚と競合しない (図 1d)。

## 1.2 漁獲に対する個体群の応答

今年当初の資源から  $Y(t)$  トンの魚が漁獲され、 $S(t)$  トンが生き残るとする。このとき漁獲死亡率は  $F(t) = \ln[1 + Y(t)/S(t)]$  となる。個体群の平衡点における漁獲死亡率の定常値  $F_* = \ln(1 + Y_*/S_*)$  からの相対偏差を  $f(t) = F(t)/F_* - 1$  とおく。漁獲死亡率の年変動  $\Delta f(t) = f(t+1) - f(t)$  と個体群の成長率  $r(t) = n(t+1) - n(t)$  との (時差  $\Delta t$  の) 相互相関関数  $\rho_{r\Delta f}(\Delta t) = \sum_{t=1}^{L-\Delta t-1} r(t+\Delta t)\Delta f(t)/\sigma_r\sigma_{\Delta f}$  を ICES 時系列データを使って計算した結果を図 2 に示す ( $\sigma_r$  および  $\sigma_{\Delta f}$  はそれぞれ  $r$  および  $\Delta f$  の標準偏差)。関数  $\rho_{r\Delta f}(\Delta t)$  には時間遅れはなく、漁獲変動  $\Delta f$  に対する資源の応答  $E[r|\Delta f]$  は線形である。一方、 $\Delta f$  と個体群への加入量の年変動  $\Delta \xi(t) = \xi(t+1) - \xi(t)$  との間に相関は見られない。

## 1.3 個体群の線形応答モデル

漁業資源の個体群動態は次のバランス方程式として表される。

$$S(t+1) = \Lambda(S(t))S(t) + w_0\Xi(t+1) - Y(t+1) \quad (6)$$

去年の漁獲を逃れた  $S(t)$  トンの魚が自然死亡による減耗と成長による体重増で、今年 ( $t+1$ ) の個体群では資源量が  $\Lambda(S(t))S(t)$  トンに増し、また、 $a$  年前に生まれた稚仔魚が成熟し、 $w_0\Xi(t+1)$  トンが漁業資源

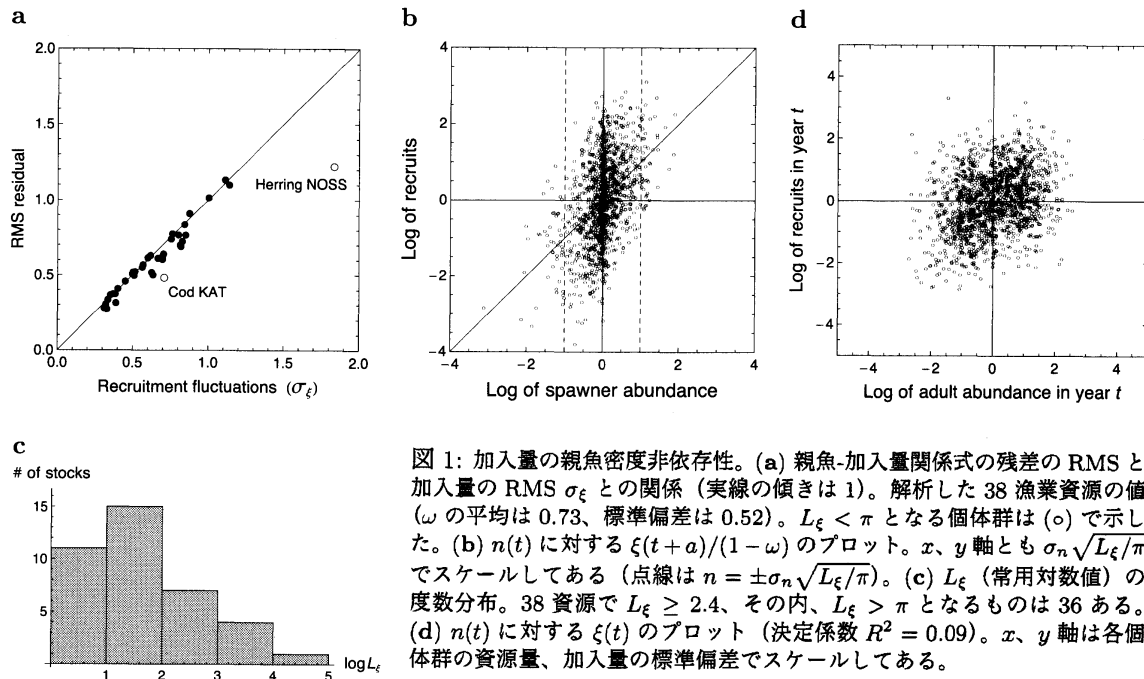


図 1: 加入量の親魚密度非依存性。(a) 親魚-加入量関係式の残差の RMS と加入量の RMS  $\sigma_\xi$  との関係 (実線の傾きは 1)。解析した 38 漁業資源の値 ( $\omega$  の平均は 0.73、標準偏差は 0.52)。  $L_\xi < \pi$  となる個体群は (○) で示した。(b)  $n(t)$  に対する  $\xi(t+a)/(1-\omega)$  のプロット。  $x, y$  軸とも  $\sigma_n \sqrt{L_\xi/\pi}$  でスケールしてある (点線は  $n = \pm \sigma_n \sqrt{L_\xi/\pi}$ )。 (c)  $L_\xi$  (常用対数値) の度数分布。 38 資源で  $L_\xi \geq 2.4$ 、その内、  $L_\xi > \pi$  となるものは 36 ある。(d)  $n(t)$  に対する  $\xi(t)$  のプロット (決定係数  $R^2 = 0.09$ )。  $x, y$  軸は各個体群の資源量、加入量の標準偏差でスケールしてある。

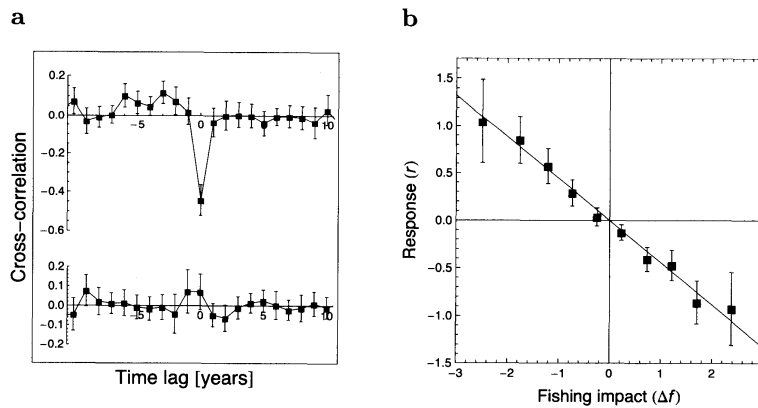


図 2: 漁獲に対する線形応答。(a)  $\Delta f$  と  $r$  (上) および  $\Delta f$  と  $\Delta \xi$  (下) との相関関数。 38 セットの時系列の平均値と 95% 信頼区間を示す。(b) 応答関数。 ICES データの個体群成長率  $r$  を漁獲変動  $\Delta f$  の各ビンで平均した値と 95% 信頼区間を示す ( $x, y$  軸は各個体群の  $\sigma_{\Delta f}$  および  $\sigma_r$  でスケールしてある)。 実線の傾きは時差  $\Delta t = 0$  の相関係数 (図 a 上) に等しい ( $\rho_{r\Delta f}(0) = -0.44$ )。

に加入する。ここで  $\Lambda$  は個体群サイズ  $S$  に依存する成長因子 (漁業によらない自然死亡率を含む)、 $w_0$  は加入時の個体重量を表す。一方、 $Y(t+1)$  トンの魚が漁獲され、差し引き、今年 ( $t+1$ ) は  $S(t+1)$  トンが親魚として生き残る。式 (6) を書き換え次式を得る。

$$S(t+1) = \left[ 1 - \frac{w_0 \Xi(t+1)}{S(t+1) e^{F(t+1)}} \right]^{-1} e^{-F(t+1)} \Lambda(S(t)) S(t) \quad (7)$$

この式のと数を取り、システムの平衡点の周りで Taylor 展開することにより

$$\begin{aligned} \ln \left[ 1 - \frac{w_0 \Xi(t+1)}{S(t+1) e^{F(t+1)}} \right] &= \ln(1-w) + \frac{w_0 \Xi_* e^{-F_*} / S_*^2}{(1-w)} \left[ \frac{dS}{d \ln S} \right]_* (\ln S(t+1) - \ln S_*) \\ &\quad - \frac{w_0 e^{-F_*} / S_*}{(1-w)} \left[ \frac{d\Xi}{d \ln \Xi} \right]_* (\ln \Xi(t+1) - \ln \Xi_*) \\ &\quad + \frac{w_0 \Xi_* e^{-F_*} / S_*}{(1-w)} (F(t+1) - F_*) \end{aligned} \quad (8)$$

(ここで  $w = w_0 \Xi_* / (S_* + Y_*)$  とおいた)、および

$$\ln \Lambda(S(t)) = \ln \Lambda_* + \left[ \frac{d \ln \Lambda}{d \ln S} \right]_* (\ln S(t) - \ln S_*) \quad (9)$$

を得る。ここで、§1.1 より  $\partial \Xi / \partial S = 0$  であり、§1.2 より  $\Xi$  と  $F$  とは相互に独立した変数、また平衡点のまわりで  $\partial F / \partial S = 0$  と仮定した（したがって  $S$  の変化と  $Y$  の変化は比例）。こうして、式 (6) は、平衡点からの偏差  $n(t)$ 、 $\xi(t)$  および  $f(t)$  を用い、次の 1 次の差分方程式として近似される。

$$n(t+1) - n(t) = -\gamma n(t) + w\xi(t+1) - F_* f(t+1) \quad (10)$$

ここで係数  $\gamma = 1 - (1-w)(1 + d \ln A / d \ln S)_*$  はシステムの平衡点で評価される。線形近似の手続きを通して、漁獲死亡率変動に対する資源の線形応答は式 (10) に自動的に導入された。

$\xi$  および  $f$  は  $n$  と独立した（外生）変数で、 $\xi$  は環境変動を反映し、 $f$  は漁業活動の年変動を表す。これら外生変数の変動は、一般に時間相関を持つので、1 次の自己回帰過程 AR(1) で記述する。

$$\begin{aligned} w\xi(t+1) &= \beta_\xi w\xi(t) + \varepsilon_\xi(t+1) \\ F_* f(t+1) &= \beta_f F_* f(t) + \varepsilon_f(t+1) \end{aligned} \quad (11)$$

ここで  $\beta_\xi$  と  $\beta_f$  はそれぞれ自己相関係数 ( $-1 < \beta_\xi, \beta_f < 1$  と仮定する)、 $\varepsilon_\xi$  と  $\varepsilon_f$  はそれぞれ平均 0、分散  $\sigma_{\varepsilon_\xi}^2$  と  $\sigma_{\varepsilon_f}^2$  の iid 確率変数を表す。AR 係数  $\beta_\xi$  と  $\beta_f$  は加入および漁獲過程の 1 次差分の 2 乗平均 ( $\sigma_{\Delta\xi}^2 (= E[\Delta\xi^2])$ ) および  $\sigma_{\Delta f}^2$  のそれぞれの過程の分散 ( $\sigma_\xi^2 (= E[\xi^2])$ ) および  $\sigma_f^2$  に対する比として、次式のように計算される。

$$\begin{aligned} \beta_\xi &= 1 - \sigma_{\Delta\xi}^2 / 2\sigma_\xi^2 \\ \beta_f &= 1 - \sigma_{\Delta f}^2 / 2\sigma_f^2 \end{aligned} \quad (12)$$

こうして式 (10) は AR(1) 過程のノイズ項を持つ確率差分方程式となる。また  $0 < \gamma < 2$  と仮定する。以降、外生変数は  $\eta_k$  ( $k \in \{\xi, f\}$ ) と省略して記し、 $\eta(t) = \sum_k \eta_k(t+1)$  とおく ( $\eta_\xi = w\xi$  および  $\eta_f = F_* f$ )。  $\xi$  と  $f$  は独立なので  $\eta$  の分散は  $\sigma_\eta^2 = w^2\sigma_\xi^2 + F_*^2\sigma_f^2$  となる。

## 2 密度効果は見えるか

### 2.1 相関時間

式 (10) を再帰して次式を得る。

$$\begin{aligned} n(t) &= \lambda^{\Delta t} n(t - \Delta t) + \sum_k \sum_{j=0}^{\Delta t-1} \lambda^j \eta_k(t-j) \\ &= \sum_k \sum_{j=0}^{\infty} \lambda^j \eta_k(t-j) \end{aligned} \quad (13)$$

ここで  $\lambda = 1 - \gamma$ 。これを用い、ポピュレーションサイズのゆらぎの相関関数  $\rho(\tau) (= E[n(t+\tau)n(t)] / \sigma_n^2)$  が再帰的に計算される。

$$\begin{aligned} \rho(\tau) &= \lambda \rho(\tau-1) + \sum_k \sum_{j=0}^{\infty} \lambda^j E[\eta_k(t+\tau)\eta_k(t-j)] / \sigma_n^2 \\ &= \lambda \rho(\tau-1) + \sum_k \beta_k^T \sigma_{\eta_k}^2 \sum_{j=0}^{\infty} (\lambda \beta_k)^j / \sigma_n^2 \end{aligned} \quad (14)$$

このとき

$$\eta_k(t+\tau) = \beta_k^T \eta_k(t) + \sum_{j=0}^{\tau-1} \beta_k^j \varepsilon_k(t+\tau-j) \quad (15)$$

および

$$E[\eta_k(t)\varepsilon_k(t+\tau)] = 0 \quad (\tau \geq 1 \text{ に対して}) \quad (16)$$

を利用した。ここで  $\sigma_{\eta_k}^2$  は加入量の分散  $w^2\sigma_\xi^2$  あるいは漁獲死亡率の分散  $F_*^2\sigma_f^2$  を表す。こうして式 (14) から相関関数が次式により得られる。

$$\rho(\tau) = \lambda^\tau + \sum_{k \in \{\xi, f\}} \frac{\sigma_{\eta_k}^2}{\sigma_n^2} \frac{\beta_k}{1 - \lambda\beta_k} \frac{\lambda^\tau - \beta_k^\tau}{\lambda - \beta_k} \quad (17)$$

ポピュレーションゆらぎの 1 次差分の 2 乗平均すなわち分散  $\sigma_r^2 = E[\{n(t+1) - n(t)\}^2]$  は式 (17) より次式で与えられる。

$$\sigma_r^2/2\sigma_n^2 = \gamma - \sum_{k \in \{\xi, f\}} \frac{\sigma_{\eta_k}^2}{\sigma_n^2} \frac{\beta_k}{1 - \lambda\beta_k} \quad (18)$$

式 (17) を時間に関して足し上げることにより次式を得る。

$$\gamma \sum_{\tau=0}^{\infty} \rho(\tau) = 1 + \sum_{k \in \{\xi, f\}} \frac{\sigma_{\eta_k}^2}{\sigma_n^2} \frac{\beta_k/(1 - \beta_k)}{1 - \lambda\beta_k} \quad (19)$$

式 (13) よりポピュレーションゆらぎの分散 ( $E[n^2]$ ) は以下のように計算される。

$$\begin{aligned} \sigma_n^2 &= \sum_k \sum_{i,j=0}^{\infty} \lambda^{i+j} E[\eta_k(t-i)\eta_k(t-j)] = \sum_k \left( \sum_{0 < j \leq i < \infty} 2\lambda^{i+j} \beta_k^{i-j} - \sum_{i=0}^{\infty} \lambda^{2i} \right) \sigma_{\eta_k}^2 \\ &= \sum_{k \in \{\xi, f\}} \frac{\sigma_{\eta_k}^2}{1 - \lambda^2} \frac{1 + \lambda\beta_k}{1 - \lambda\beta_k} \end{aligned} \quad (20)$$

式 (18) および (20) から  $\gamma$  の 2 次方程式が得られる。

$$\gamma^2 \sigma_n^2 + (1 - \gamma) \sigma_r^2 = \sigma_{\eta}^2 \quad (21)$$

パラメータ  $\gamma$  の数値はこの 2 次方程式を解くことで得られる。

式 (10) においてダイナミクスを規定する係数 ( $\lambda$  および  $\beta_k$ ) はポピュレーションゆらぎとは独立でなく、互いに関連していることを以上の解析は示している。特に、式 (18) および (19) は統計物理学における揺動散逸関係に対応している (Kubo et al., 1995)。

ポピュレーションゆらぎの相関時間は個体群サイズのゆらぎが減衰する時間 (緩和時間) であり、その (漸近的な) 値  $T_{eq}$  は次式で定義される (Kubo et al., 1995)。

$$\sum_{\Delta t=0}^{\infty} \rho(\Delta t) = \sum_{\Delta t=0}^{\infty} \exp(-\Delta t/T_{eq}). \quad (22)$$

ここでは、ポピュレーションゆらぎが指数関数的に減衰することが仮定されている。式 (12) および (21) から  $\beta_k$  および  $\gamma (= 1 - \lambda)$  が求まるので、式 (19) より緩和時間  $T_{eq}$  は計算できる。ポピュレーションダイナミクスの (平均の) 密度効果の強さの尺度  $D$  は、年あたりの個体群成長率 (個体群サイズ変化率) の期待値であり (Lande et al., 2002; Ives et al., 2010)、次式によって定義される。

$$E[n(t+1) - n(t)|n(t) = n] = -Dn \quad (23)$$

ゆらぎの減衰率  $[-\ln(1 - D)]$  の逆数によって緩和時間は与えられるので、密度依存性の尺度は

$$D = 1 - e^{-1/T_{eq}}. \quad (24)$$

となる。

## 2.2 ノイズがシグナルを圧倒する

式 (21) を用いると、式 (10) は次式のように標準化される。

$$\frac{n(t+1) - n(t)}{\sigma_r} = -\gamma \frac{\sigma_n}{\sigma_r} \frac{n(t)}{\sigma_n} + \sqrt{1 - \gamma + \gamma^2 \frac{\sigma_n^2}{\sigma_r^2}} \frac{\eta(t+1)}{\sigma_\eta} \quad (25)$$

すなわち各項の変数はそれぞれの標準偏差で規格化されている。したがって、 $\gamma < 1$  のとき右辺第 1 項の表す密度効果のシグナルは、ノイズ項に覆い隠されてしまう（解析した時系列データではシステム固有のレジリアンスは  $0.08 \leq \gamma \leq 0.76$  の範囲にある）。システムが平衡点から遠く離れて、 $|n| > \sigma_n \sqrt{1 + (1 - \gamma)/(\gamma^2 \sigma_n^2 / \sigma_r^2)}$  であるとき、規則性が現れる。式 (18) および (19) より、ノイズ項の相対強度は

$$\begin{aligned} 1 + \frac{1 - \gamma}{\gamma^2 \sigma_n^2 / \sigma_r^2} &= \left[ 2 \sum_{\tau=0}^{\infty} \rho(\tau) - 1 \right] - \frac{2}{\gamma} \sum_k \frac{\sigma_{\eta_k}^2}{\sigma_n^2} \frac{\beta_k / (1 - \beta_k)}{1 - \lambda \beta_k} - \frac{2(1 - \gamma)}{\gamma^2} \sum_k \frac{\sigma_{\eta_k}^2}{\sigma_n^2} \frac{\beta_k}{1 - \lambda \beta_k} \\ &= L_c / \pi + 2(\gamma^{-1} - D^{-1}) - \frac{2(1 - \gamma)}{\gamma^2} \left( \gamma - \frac{\sigma_r^2}{2\sigma_n^2} \right) \end{aligned} \quad (26)$$

と書ける。ここで

$$L_c = \left[ 1 + 2 / (e^{1/T_{eq}} - 1) \right] \pi \quad (27)$$

である（ $L_c$  は平衡点の不確定の幅と関連した時間尺度であることを次節で示す）。 $\beta_k \rightarrow 0$  で式 (10) は AR(1) モデルになり（ $\eta_k$  が iid 確率変数）、このとき  $D \rightarrow \gamma$  および  $\gamma \rightarrow \sigma_r^2 / 2\sigma_n^2$  であり、また  $D^{-1} \approx T_{eq}$  なので、 $|n| \gtrsim \sigma_n \sqrt{L_c / \pi}$  のとき、式 (25) の右辺第 1 項はノイズの中から姿を現す。しかし、ICES 時系列データではこの不等式が成立するほど、システムが平衡点から離れることはなく、個体群サイズに対しその変化率をプロットしたダイアグラムはショットガン・パターンを示し、密度依存関係を文字通り目に見ることは困難であることがわかる（図 3a）。

しかしながら、時系列を粗視化することにより、ポピュレーションダイナミクスの規則性を見つけることは可能である。実際、式 (13) は十分長い期間  $\Delta t$  における個体群成長率に対して次式を与える。

$$n(t + \Delta t) - n(t) = -n(t) + \eta_\infty(t + \Delta t), \quad (28)$$

ここで  $\eta_\infty$  は平均 0、分散  $\sigma_n^2$  の iid 揺動力である。したがって、このような大きな時間スケールでポピュレーションダイナミクスを眺めることにより、 $|n| > \sigma_n$  のサイズ領域において個体群成長率に負のフィードバック効果が期待できる（図 3b）。時系列粗視化のための時間スケールはポピュレーション過程の相関がなくなる時間  $T_{eq}$  で与えられる。

以上の解析結果より、(アプリオリな) 密度依存関係式を、個体群サイズとその変化率の散布データに当てはめることは、式 (25) から困難と考えられる。しかし、密度効果の強さ  $D$  および緩和時間  $T_{eq}$  は式 (19) および (22) を用い時系列データからその値の評価が可能であるので、粗視化という手法でデータの規則性が目に見えるようになる。

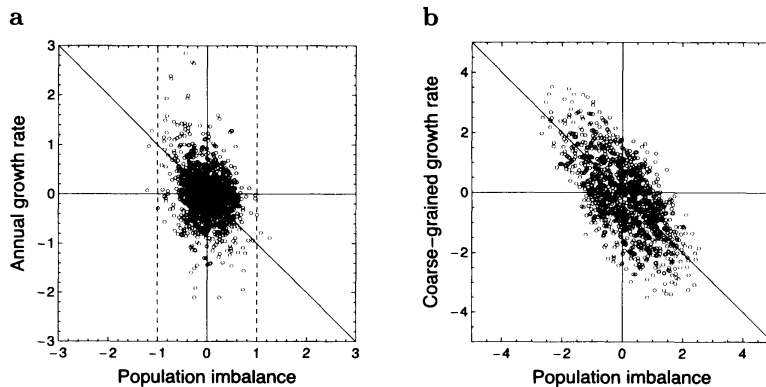


図 3: 個体群成長率の密度依存性。(a)  $n(t)$  に対する  $r(t)/\gamma$  のプロット。38 セットの時系列データは、 $x$  軸、 $y$  軸ともそれぞれの個体群の  $\sigma_n \sqrt{L_c / \pi}$  でスケールしてある。(b) 粗視化ダイアグラム。 $n(t)$  に対し  $[T_{eq}]$  年あたり成長率  $n(t + [T_{eq}]) - n(t)$  が (両軸とも  $\sigma_n$  でスケールし) プロットしてある。実線は  $y = -x$  を表す。

### 3 密度効果が見える確率

#### 3.1 不確定性

個体群サイズの変化率の密度依存関係を実データのなかに見ることができないのは、ポピュレーションダイナミクスの平衡点の不確定性に由来している。観測期間  $L$  年の時系列データから個体群の平衡点は標本平均  $\bar{n} = L^{-1} \sum_{t=1}^L n(t)$  で推定されるが、推定値の不確定の幅は平均サイズの標準偏差  $\Delta \bar{n} = \text{SD}[\bar{n}]$  で評価される。平均サイズの分散は以下のように計算される。

$$\begin{aligned} \text{Var}[\bar{n}] &= L^{-2} \sum_{i,j=1}^L \text{E}[n(i)n(j)] = \frac{\sigma_n^2}{L} \left[ 1 + 2 \sum_{\tau=1}^L \left( 1 - \frac{\tau}{L} \right) \rho(\tau) \right] \\ &= \frac{\sigma_n^2}{L} \left[ \frac{2}{1-\lambda} \left( 1 + \sum_k \frac{\sigma_{\eta_k}^2 \beta_k / (1-\lambda\beta_k)}{\sigma_n^2} \right) - 1 + \frac{\zeta}{L} \right] \\ &= \frac{\sigma_n^2}{L} \left[ 2 \sum_{\tau=0}^{\infty} \rho(\tau) - 1 + \frac{\zeta}{L} \right] \end{aligned} \quad (29)$$

ここで

$$\zeta = -\frac{2\lambda(1-\lambda^L)}{(1-\lambda)^2} - \sum_{k \in \{\xi, f\}} \frac{\sigma_{\eta_k}^2}{\sigma_n^2} \frac{2\beta_k / (1-\lambda\beta_k)}{\lambda - \beta_k} \left[ \frac{\lambda(1-\lambda^L)}{(1-\lambda)^2} - \frac{\beta_k(1-\beta_k^L)}{(1-\beta_k)^2} \right] \quad (30)$$

である。したがって、観測期間（時系列長さ） $L$  と平衡点の不確定の幅との関係は次式で与えられる。

$$\Delta \bar{n} / \sigma_n = \sqrt{L_c / L \pi} + \mathcal{O}(L^{-3/2}) \quad (31)$$

式 (31) の  $\mathcal{O}(L^{-3/2})$  は  $\zeta L^{-3/2} \sqrt{\pi/4L_c}$  を与える。 $D < 1$  の場合に式 (27) を Taylor 展開して  $L_c = 2\pi T_{\text{eq}} + \mathcal{O}(T_{\text{eq}}^{-1})$  を得る。不確定関係（式 31）は観測期間とポピュレーションダイナミクスの不確定性との相補的関係を記述し、 $L_c$  を相補時間と呼ぶ。

時系列のうち個体群サイズが平衡点より大きい（あるいは小さい）という条件の下での平均を  $[\cdot]_{\pm} = \sum_{n(t) \geq 0} [\cdot] / \#_{n(t) \geq 0}$  と書く（ $\#_{n(t) \geq 0}$  は  $n(t) \geq 0$  の観測数である）。式 (10) において

$$\pm \gamma \text{E}[\bar{n}_{\pm}] > \text{SD}[\bar{n}_{\pm}] \quad (32)$$

が成り立つとき、 $n(t) \geq 0$  の場合の個体群の平均成長率が  $\text{E}[\bar{r}_{\pm}] \leq 0$  となり、ポピュレーションダイナミクスには負のフィードバックが働いている。このとき、 $[\bar{n}]_{\pm}$  に対し  $[\bar{r}]_{\pm}$  をプロットすると密度効果（負の相関関係）が『平均』として目に見えることが期待できる。 $\text{E}[\bar{n}_{\pm}] = \pm \sigma_n \sqrt{2/\pi}$  であり、 $\eta_k$  が iid 確率変数であるとき式 (32) の右辺は  $\sigma_n / \sqrt{L/2}$  となるから、式 (21) および (26) より式 (32) は  $L > L_c$  に変形される。次節で述べるように、一般の場合（ $\eta_k$  が時間相関のある AR(1) 確率変数）でも、 $L > L_c$  という時系列長さを、密度効果が『平均』として目に見える判断基準とできる。観測時系列が短く、 $L < L_c$  の場合、システムは（見かけの）平衡点へ向かっているのか否か（個体群の平均成長率が  $[\bar{r}]_{\pm} \leq 0$  かどうか）判断できない。

#### 3.2 粗視化

次に、個体群を  $L$  年観測したとき密度効果が「目に見える」確率を考える。 $|\bar{n}| < \sigma_n \sqrt{2/\pi}$ （ $= \pm \text{E}[\bar{n}_{\pm}]$ ）であるときデータから標本平均への回帰が見えるので、システムが平均として平衡点  $\bar{n}$  へ向かう確率は

$$C_L = \Pr(|\bar{n}| \leq \sigma_n \sqrt{2/\pi}) \quad (33)$$

で与えられる。時系列を  $T_{\text{eq}}$  年で粗視化することによって時間相関を取り除き、次の iid 粗視化時系列

$$n_{T_{\text{eq}}}(j) = [T_{\text{eq}}]^{-1} \sum_{i=(j-1)[T_{\text{eq}}]+1}^{j[T_{\text{eq}}]} n(i), \quad j = 1, \dots, [L/[T_{\text{eq}}]] \quad (34)$$



に対し確率  $C_L$  を評価する。ここで、 $\lceil \cdot \rceil$  は天井関数で小数点以下を切り上げ、 $\lfloor \cdot \rfloor$  は床関数で小数点以下を切り捨てる。このとき、平衡点の不確定の幅は

$$\Delta \bar{n} = \frac{SD[n_{T_{eq}}]}{\lfloor L/\lceil T_{eq} \rceil \rfloor^{1/2}}, \quad (35)$$

と計算され、統計量

$$\frac{\bar{n}}{\Delta \bar{n}} = \frac{\bar{n}_{T_{eq}}}{SD[n_{T_{eq}}]/\lfloor L/\lceil T_{eq} \rceil \rfloor^{1/2}} \quad (36)$$

は標準正規分布に従う（ここで粗視化に伴う時系列の切断の効果  $\bar{n} - \bar{n}_{T_{eq}} = \sum_{t=\lfloor L/\lceil T_{eq} \rceil \rfloor}^L n(t)/L$  を無視した）。 $SD[n_{T_{eq}}]$  を不偏分散による平方根  $\left[ (\lfloor L/\lceil T_{eq} \rceil \rfloor - 1)^{-1} \sum_{j=1}^{\lfloor L/\lceil T_{eq} \rceil \rfloor} n_{T_{eq}}^2(j) \right]^{1/2}$  に置き換えると、統計量  $\bar{n}/\Delta \bar{n}$  は自由度  $\lfloor L/\lceil T_{eq} \rceil \rfloor - 1$  のスチューデントの  $t$  分布に従う。式 (31) を用いると式 (33) は  $C_L = \Pr \left( |\bar{n}|/\Delta \bar{n} \leq \sqrt{2L/L_c} \right)$  と書けるので、確率  $C_L$  はスチューデント  $t$  分布の  $\pm \sqrt{2L/L_c}$  を上下限とする積分で与えられる。従って、 $\sqrt{2L/L_c}$  は自由度  $\lfloor L/\lceil T_{eq} \rceil \rfloor - 1$  の  $t$  分布の両側  $100 \times (1 - C_L)$  パーセント点である。

$$\sqrt{2L/L_c} = t_{(1-C_L)/2} (\lfloor L/\lceil T_{eq} \rceil \rfloor - 1) \quad (37)$$

これから、 $L_c = 2\pi T_{eq}$  とおくと、 $L = L_c$  のときの密度効果検出力は  $C_L = 78.4\%$  となる。こうして、不等式  $L_c < L$  は平均密度効果の可視基準とできることがわかる。

北大西洋漁業資源の時系列 (ICES, 2008) を上に展開した理論により解析した結果を図 4 および図 5 に示す。

## 参考文献

- Dixon, P. A., M. J. Milicich, and G. Sugihara. 1999. Episodic fluctuations in larval supply. *Science* **283**:1528–1530.
- ICES, 2008. ICES Advice 2008, Report of the ICES Advisory Committee.
- Ives, A. R., K. C. Abbott, and N. L. Ziebarth. 2010. Analysis of ecological time series with ARMA( $p, q$ ) models. *Ecology* **91**:858–771.
- Kubo, R., M. Toda, and N. Hashitsume. 1995. Statistical Physics II. Nonequilibrium Statistical Mechanics. Second corrected printing edition. Springer-Verlag, Berlin.
- Lande, R., S. Engen, B.-E. Sæther, F. Filli, E. Matthysen, and H. Weimerskirch. 2002. Estimating density dependence from population time series using demographic theory and life-history data. *Am. Nat.* **159**:321–337.
- Myers, R. A., and N. G. Cadigan. 1993. Density-dependent juvenile mortality in marine demersal fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **50**:1576–1590.
- Shepherd, J. G., and D. H. Cushing. 1990. Regulation in fish populations: myth or mirage? *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* **330**:151–164.
- Sparholt, H., M. Bertelsen, and H. Lassen. 2007. A meta-analysis of the status of ICES fish stocks during the past half century. *ICES J. Mar. Sci.* **64**:707–713.
- Walters, C., and A. M. Parma. 1996. Fixed exploitation rate strategies for coping with effects of climate change. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **53**:148–158.

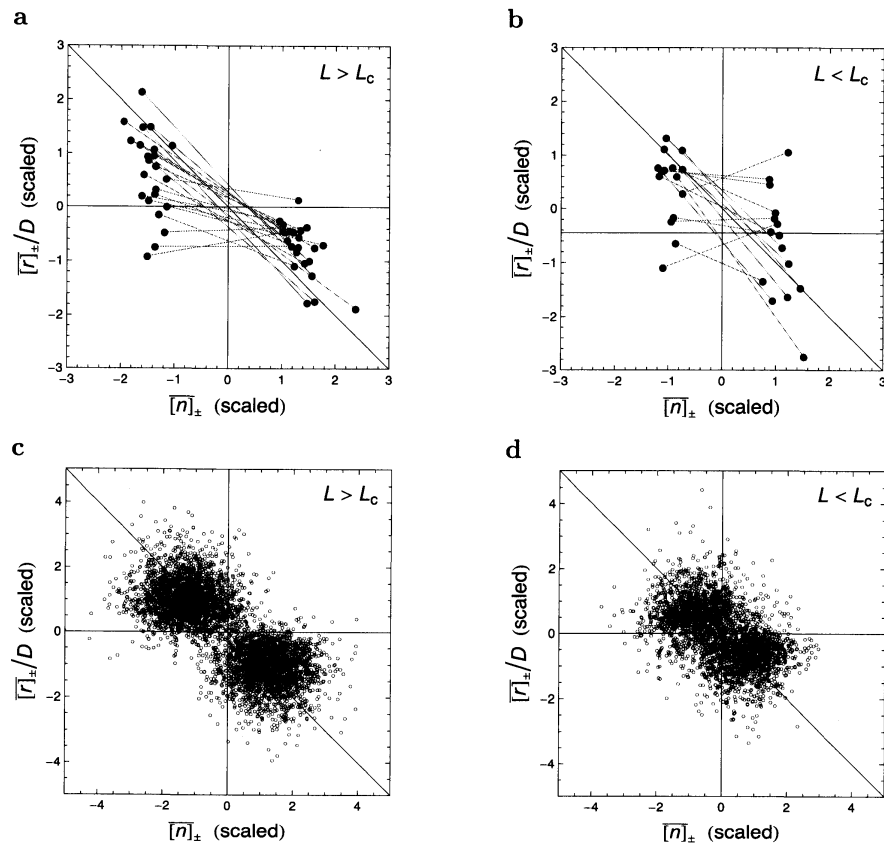


図 4: ポピュレーションダイナミクスの平均密度効果の可視性と平衡点の不確定性との関係。 $\overline{[r]}_{\pm}$  に対する  $\overline{[r]}_{\pm}/D$  のプロット。個体群の ( $n \geq 0$  に対する) 平均成長率の密度依存性を、解析した 38 の北大西洋漁業資源のうち、時系列長さ  $L$  が相補時間  $L_c$  より長いデータ (a), および短いデータ (b) に別けて図示してある (平均成長率はそれぞれの個体群の密度効果の強さ  $D$  で割ってある)。x 軸、y 軸ともにそれぞれの個体群サイズの不確定の幅  $\sqrt{2\Delta n}$  でスケールしプロットしてある。実線は  $y = -x$  を表す。ダイアグラム c (あるいは d) は図 a (あるいは b) の密度依存関係のシミュレーションを示してある。北大西洋漁業資源の各ダイアグラムに対応した資源時系列をシミュレーションし平均成長率を各 100 対ずつプロットしてある。図 b および d にプロットしたように時系列長さが  $L < L_c$  の場合、システムは不確定領域のなかにあり成長率の密度依存関係は不明瞭である。ICES 時系列、および、そのシミュレーション時系列に対し、平均密度効果  $\overline{[r]}_{\pm} \leq 0$  が見える頻度を図 5 に示した。

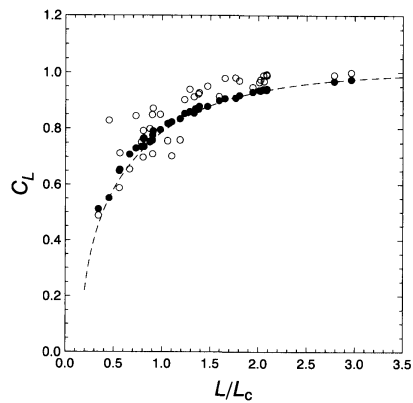


図 5: 密度効果の可視確率。解析した北大西洋漁業資源の  $C_L$  の値を式 (37) により推定し、 $L/L_c$  に対してプロットした (●)。破線は  $C_L$  の近似値を示す ( $L_c = 2\pi T_{eq}$  といったときの  $C_L$  の値)。また、各時系列のシミュレーション結果 (図 4c と d) の平均成長率が  $\overline{[r]}_{\pm} \leq 0$  となる頻度を (○) でプロットした (各漁業資源に対しシミュレーション回数は 1000 回)。  $L > L_c$  である漁業資源ではほぼ 8 割以上のシミュレーションで密度効果が目に見えるのに対し、  $L < L_c$  の資源では  $\overline{[n]}_{\pm}$  は不確定領域  $\pm\sqrt{2\Delta n}$  の内側に入ってしまうシステムは平衡点に向かっているか否かは判然としない。